

ORSAY
Série A
N° d'Ordre : 1426.

SUJET DE LA THESE

La régénération des planaires d'eau douce.
Etude ultrastructurale des premières étapes,
influence du système nerveux.

ARTICLE PRINCIPAL

Etude ultrastructurale de la régénération chez
Dugesia gonocephala et Polycelis nigra, planaires à pouvoir
de régénération totale, et chez Dendrocoelum lacteum;
planair à pouvoir de régénération céphalique limitée .
(Turbellariés, Triclades).

recouvrant en partie la thèse de Doctorat ès-sciences naturelles
enregistrée au C. N. R. S, sous le numéro A0 10977

SAUZIN-MONNOT Marie-Josèphe

soutenue le 27 FEVRIER 1975 à l'UNIVERSITE DE PARIS-SUD
Centre d'ORSAY

devant le Jury :

Messieurs	WOLFF BEAUMONT LENDER
Madame	ZILLER
	Mademoiselle LAVERDURE.



**ÉTUDE ULTRASTRUCTURALE DE LA RÉGÉNÉRATION
CHEZ *DUGESIA GONOCEPHALA* ET *POLYCELIS NIGRA*,
PLANAIRE A POUVOIR DE RÉGÉNÉRATION TOTALE,
ET CHEZ *DENDROCOELUM LACTEUM*,
PLANAIRE A POUVOIR DE RÉGÉNÉRATION CÉPHALIQUE LIMITÉE.
(TURBELLARIÉS, TRICLADES),**

PAR

M.-J. SAUZIN-MONNOT.

L'étude ultrastructurale des néoblastes, dans le parenchyme des Planaires, permet de préciser le caractère indifférencié de ces cellules.

Chez *Dugesia gonocephala*, après une section, les néoblastes sont activés et édifient un blastème de régénération cellulaire. L'activation est caractérisée par l'apparition de polysomes en rapport avec une synthèse d'ARN. Dès leur arrivée dans le blastème, les néoblastes se différencient ; les organites cytoplasmiques se développent, en particulier l'ergastoplasme, en même temps que s'effectuent des synthèses protéiques. Puis les cellules nerveuses et musculaires deviennent identifiables avec l'apparition de leurs organites spécifiques, neurotubules et myofibrilles.

Chez *Dendrocoelum lacteum*, quel que soit le niveau de section, l'activation des néoblastes a toujours lieu et se traduit par une synthèse d'ARN. Par la suite, la synthèse d'ARN et la différenciation sont en rapport avec le pouvoir de régénération.

Au cours de la régénération normale, la neurosécrétion s'accumule dans les fibres nerveuses de la blessure. Chez *Dendrocoelum*, l'activité neurosécrétrice reste faible dans le segment postérieur qui ne peut régénérer de tête.

Le rôle essentiel de la neurosécrétion semble être de favoriser les synthèses d'ARN dans les néoblastes afin de permettre leur différenciation.

Ultrastructural study of regeneration in *Dugesia gonocephala* and *Polycelis nigra*, Planarians with a total capacity of regeneration, and in *Dendrocoelum lacteum*, Planaria with a limited capacity of head regeneration.

An ultrastructural study of neoblasts in Planarian parenchyma shows the indifferentiated character of these cells.

In *Dugesia gonocephala*, after section, neoblasts are activated and produce regeneration blastema. The activation is characterized by the appearance of polysomes associated with RNA synthesis. When they enter the blastema, neoblasts differentiate, cytoplasmic organelles develop, especially ergastoplasm ; at the same time, protein synthesis occurs. Nervous and muscular cells are then identifiable by appearance of specific organelles, neurotubules and myofibrils.

In *Dendrocoelum lacteum*, wherever the section is made, activation of neoblasts always occurs initially and is accompanied by RNA synthesis. Later there is a correlation between RNA synthesis and differentiation and the capacity to regenerate.

During normal regeneration, neurosecretion accumulates in nerve fibers of the wound. In *Dendrocoelum lacteum*, neurosecretory activity remains low in the posterior part of the body which cannot regenerate a head.

The essential role of neurosecretion seems to be the favoring of RNA synthesis in neoblasts which permits their differentiation.

Les planaires d'eau douce sont bien connues pour leur très grande aptitude à reconstituer les tissus perdus. Beaucoup d'espèces ont en effet un pouvoir de régénération totale ; un fragment quelconque est capable de reformer une Planaire entière. Après la cicatrisation de la blessure, le fragment édifie un blastème de régénération qui est à l'origine des tissus néoformés. Comme l'a montré DUBOIS (1949) le blastème s'édifie à partir de cellules indifférenciées du parenchyme de la planaire : les néoblastes. Ces cellules ont été étudiées en microscopie optique puis en microscopie électronique. PEDERSEN (1959) a décrit leur structure fine. Nous avons repris cette étude au microscope électronique pour préciser la nature des néoblastes, leur activité synthétique et leur évolution morphologique au début de la régénération.

L'espèce *Dendrocoelum lacteum*, au contraire a un pouvoir de régénération de tête limité à la région prépharyngienne. Pour contrôler le rôle éventuel des néoblastes dans cette limitation nous avons étudié le comportement de ces cellules à différents niveaux du corps de cette Planaire.

D'autre part, chez *Polycelis nigra*, LENDER et KLEIN (1961) ont montré l'influence du tissu nerveux au cours de la régénération d'une queue à partir d'une portion céphalique. La microscopie optique se révèle insuffisante pour contrôler si l'action du tissu nerveux se manifeste aussi dans la portion caudale qui régénère une tête, et si l'activité nerveuse s'exerce au niveau de la blessure. Nous avons donc examiné au microscope électronique, les modifications du tissu nerveux et les variations des produits de neurosécrétion au niveau de la blessure chez la Planaire *Polycelis nigra*. Les mêmes observations ont été faites chez *Dendrocoelum lacteum*,

afin de voir s'il existe un rapport entre le système nerveux, en particulier la neurosécrétion, et le pouvoir de régénération de tête.

Résultats.

I. — ULTRASTRUCTURE DES NÉOBLASTES DE PLANAIRES NON EN RÉGÉNÉRATION.

Les néoblastes sont des cellules ovales ou piriformes ; de $12\ \mu/7\ \mu$ en moyenne, bien délimitées au sein des autres tissus du parenchyme (Figure 1).

Le noyau est important, $10\ \mu/5\ \mu$, avec une chromatine finement granuleuse et en blocs denses très irréguliers. Le nucléole ($2\ \mu$), est généralement excentrique, granulaire, avec quelques plages fibrillaires.

Le cytoplasme est très peu important, il forme une bande régulièrement étroite autour du noyau. Il est uniformément plus dense aux électrons que le noyau. Cette densité est due à la présence de nombreux ribosomes libres. Les autres organites cytoplasmiques sont très rares ou absents. L'ergastoplasme existe parfois sous forme de courts canalicules à paroi rugueuse. Les mitochondries, petites, peu structurées, et les vésicules claires aux électrons sont peu nombreuses. Les émissions d'origine nucléaire, de $0,5\ \mu/0,2\ \mu$ en moyenne, généralement au nombre de 2, constituent un critère de reconnaissance des néoblastes. Elles sont isolées ou en rapport avec un pore nucléaire.

Cette structure, ainsi observée, confère aux néoblastes un caractère de cellule indifférenciée.

Les néoblastes de *Dugesia gonocephala*, et de *Dendrocoelum lacteum* ont la même structure fine, quel que soit le niveau où ils se trouvent.

L'étude comparative de l'ultrastructure des cellules embryonnaires de *Polycelis nigra* et de l'ultrastructure des néoblastes de *Dugesia gonocephala* (LE MOIGNE, SAUZIN, LENDER, 1966), montre que les néoblastes ne constituent pas une réserve de cellules embryonnaires. Ce sont des cellules peu actives (rapport nucléoplasmique important : 3,6 ; échanges nucléo-cytoplasmiques faibles ; ribosomes libres), alors que les cellules embryonnaires sont en pleine activité et participent à l'édification de l'organisme. D'après les travaux de LE MOIGNE (1966), les néoblastes proviennent de cellules embryonnaires qui restent indifférenciées au cours du développement embryonnaire et demeurent dans un certain repos physiologique chez l'adulte.

II. — RÉGÉNÉRATION CHEZ *Dugesia gonocephala*, PLANAIRE A POUVOIR DE RÉGÉNÉRATION TOTALE.

La régénération s'effectue en trois étapes : cicatrisation, édification du blastème de régénération, différenciation des tissus.

A) Cicatrisation et édification du blastème de régénération.

Au moment de la section, la blessure est largement ouverte. Les cellules épidermiques et la membrane basale sont interrompues. Les tissus désintégrés en surface sont éliminés.

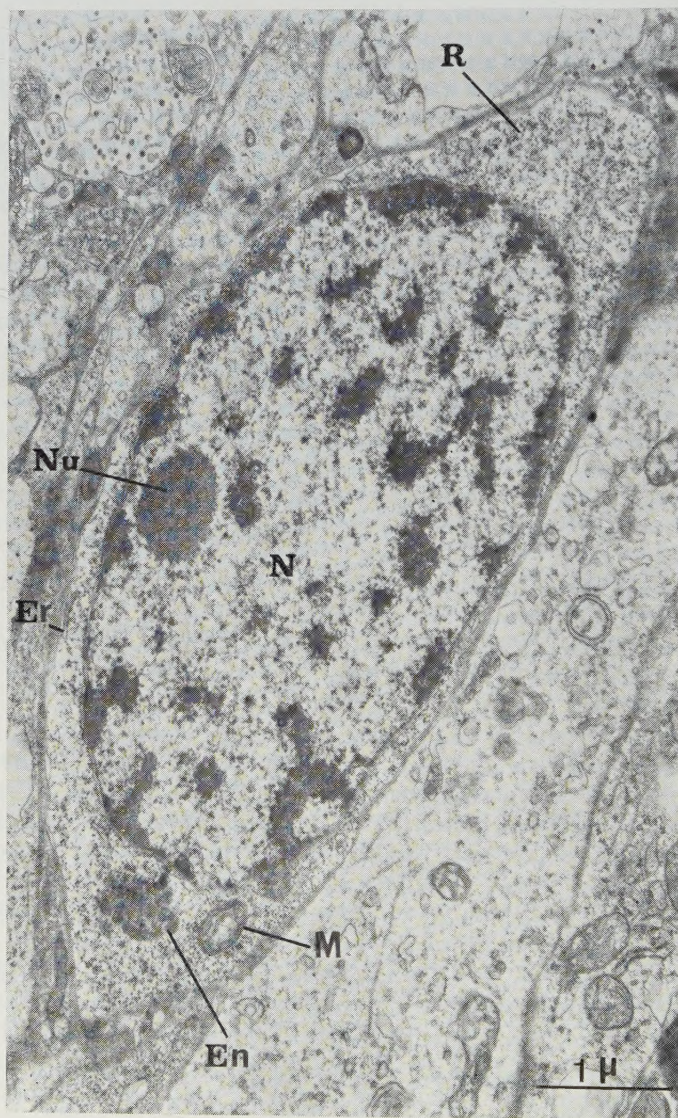


FIG. 1. — Néoblaste de Planaire non en régénération. $\times 18.000$. Er, ergastoplasme ; En, émission nucléaire ; M, mitochondrie ; N, noyau ; Nu, nucléole ; R, ribosomes libres.

A partir de la 6^e heure de régénération, les cellules épidermiques du bord de la blessure s'étirent et commencent à la recouvrir. Cet épiderme cicatriciel, mince, non cilié, sans membrane basale, recouvre totalement la blessure au bout de 24 heures.

Pendant les premières heures de régénération, la zone cicatricielle ne présente aucune structure organisée. Elle est constituée de débris et de tissus dissociés, vidés de leur contenu.

A la base de la plaie, les tissus conservent leur structure. Seul, l'espace intercellulaire est agrandi, occupé par de la substance fibrillaire constituée sans doute de collagène.

A partir de la 12^e heure de régénération, des néoblastes commencent à coloniser la blessure et s'y accumulent pour constituer un blastème de régénération cellulaire, observable au bout de 24 heures.

Ces observations confirment l'hypothèse selon laquelle le blastème de régénération est cellulaire et édifié par l'accumulation des néoblastes. Nous n'avons noté aucune dédifférenciation de cellules du parenchyme en arrière de la blessure, comme certains auteurs le pensent (HAY, 1968 a et b, 1974 ; COWARD et HAY, 1972).

B) *Différenciation des néoblastes.*

Nous avons distingué plusieurs stades au cours de la différenciation des néoblastes : l'activation et l'initiation de la différenciation, stades communs à tous les types de cellules de régénération, la différenciation histologique facile à suivre pour les cellules nerveuses et musculaires.

1) Activation.

En microscopie électronique, dès la 6^e heure de régénération, les néoblastes proches de la blessure acquièrent les caractères de cellules activées.

Comparativement aux néoblastes au repos, les néoblastes activés ont un cytoplasme un peu plus important (rapport nucléoplasmique voisin de 2). Dans le noyau, la chromatine est essentiellement diffuse (signe d'une hétérosynthèse). Dans le cytoplasme, les nombreux ribosomes ont tendance à se grouper en polysomes. Les mitochondries sont plus nombreuses. Les émissions nucléaires, plus abondantes (5 en moyenne par cellule), de taille plus grande ($0,7 \mu/0,3 \mu$), sont en contact étroit avec les mitochondries dans une proportion de 40 %.

En arrière de la blessure, les néoblastes présentent aussi quelques changements, mais ceux-ci sont plus atténués.

Les caractéristiques des néoblastes ainsi activés sont les mêmes que ceux des cellules indifférenciées d'embryons ou de jeunes Planaires.

2) Début de la différenciation.

Douze heures après la section, dans les néoblastes proches de la blessure les polysomes sont plus nombreux, l'ergastoplasme com-

mence à s'individualiser et les corps de Golgi apparaissent. Les néoblastes dans l'arrière des blastèmes de régénération ont le même aspect.

Dans les néoblastes qui constituent le blastème de régénération de 24 heures, l'ergastoplasme est plus important. Il est le mieux développé dans les néoblastes situés sous l'épiderme cicatriciel.

Quarante huit heures après la section, la différenciation morphologique est effective, les organites cytoplasmiques sont plus nombreux (ergastoplasme, mitochondries, corps de Golgi, vésicules claires aux électrons, émissions nucléaires dont une forte proportion est en contact avec des mitochondries). A ce stade, la différenciation est commune à tous les types cellulaires (SAUZIN, 1966).

3) Différenciation nerveuse.

Soixante douze heures après la section, dans les néoblastes en voie de différenciation en cellule nerveuse, les polysomes et vésicules claires aux électrons abondent, les corps de Golgi ont un aspect sécréteur. On distingue alors des corps multivésiculaires et multilamellaires, organites présents dans les cellules nerveuses de Planaires non en régénération. Les microtubules sont abondants, disposés radialement à partir d'une zone proche du noyau, plus dense aux électrons.

A ce stade, seule la structure des prolongements cytoplasmiques, avec microtubules et vésicules claires aux électrons permet d'attribuer à ces cellules un caractère nerveux.

Au bout de 4 jours on peut identifier les cellules nerveuses typiques (SAUZIN, 1967 a).

4) Différenciation musculaire.

Les cellules musculaires commencent à être discernables 72 heures après la section, à la périphérie et au sein du blastème de régénération.

Dans les cellules, on retrouve les mêmes organites que ceux observés dans les cellules nerveuses en début de différenciation. Mais, les cellules musculaires se reconnaissent par les myofibrilles qui se différencient à la périphérie du corps cellulaire ou des prolongements cytoplasmiques. Ces myofibrilles, par la suite, se développent au point d'occuper presque la totalité du cytoplasme, repoussant le noyau latéralement (SAUZIN, 1967 b).

C) *Activité synthétique.*

Après incorporation d'uridine tritiée, nous avons noté que les néoblastes de la Planaire non en régénération ont une faible activité synthétique.

Après une section, l'incorporation d'uridine tritiée augmente à tous les niveaux de la Planaire. L'intensité de synthèse d'acides ribonucléiques se fait selon un gradient décroissant depuis le niveau de la section.

Au delà de 6 heures de régénération, le taux d'incorporation augmente seulement dans les néoblastes proches de la blessure. Dans les néoblastes situés en arrière de la blessure l'incorporation décroît et, au bout de 24 heures elle est inférieure à celle des néoblastes de Planaire au repos. Nous attribuons cette baisse au fait que les néoblastes activés migrent vers la blessure, comme l'ont montré WOLFF et DUBOIS (1947, 1948), DUBOIS (1948, 1949), LENDER et GABRIEL (1960 a, b, 1961, 1965).

Après incorporation de leucine tritiée, nous avons pu montrer que l'importante synthèse protéique observée après 24 heures de régénération (GABRIEL, 1968 a), est localisée essentiellement dans le blastème. En arrière du blastème, les néoblastes activés et en migration, ont une faible incorporation de leucine, plus importante cependant que dans les néoblastes de Planaire au repos. Dans les néoblastes, nous notons une augmentation de l'incorporation au fur et à mesure que la différenciation morphologique s'effectue (SAUZIN-MONNOT, LENDER, GABRIEL 1970).

III. RÉGÉNÉRATION CHEZ *Dendrocoelum lacteum*, PLANAIRE A POUVOIR DE RÉGÉNÉRATION CÉPHALIQUE LIMITÉE.

Nous avons étudié les aspects de la régénération en fonction du niveau où est pratiquée la section : niveau antérieur, où la régénération céphalique a toujours lieu ; niveau prépharyngien, où la régénération céphalique est retardée ; niveau post-pharyngien, où la tête ne se régénère jamais.

A) *Evolution morphologique des néoblastes.*

Dans chacun des cas, nous avons examiné l'évolution de l'ultra-structure des cellules de régénération 48 heures et 5 jours après la section, dans les portions antérieures et postérieures.

1) Section en arrière des yeux.

48 heures après la section, dans la portion postérieure qui régénère une tête, il y a un blastème de régénération dans lequel les néoblastes sont en voie de différenciation.

5 jours après la section, les cellules nerveuses et musculaires sont bien différenciées.

Dans le cas de la régénération d'une queue à partir du fragment antérieur, l'aspect ultrastructural est le même que dans la portion postérieure, après 48 heures et 5 jours de régénération.

2) Section prépharyngienne.

Dans le cas de la régénération céphalique, 48 heures après la section, il n'y a pas de blastème de régénération. Au niveau de la blessure, les néoblastes sont en tout début de différenciation.

Au bout de 5 jours, un blastème de régénération est édifié dans lequel certains néoblastes sont en voie de différenciation musculaire.

Dans le cas de la régénération d'une queue, comparativement à la portion qui régénère une tête après section au même niveau, la différenciation des néoblastes est plus avancée aux deux stades observés.

3) Section post-pharyngienne.

Dans le fragment postérieur qui ne régénère pas de tête, au bout de 48 heures les néoblastes sont activés. Après 5 jours, il n'y a toujours pas de blastème de régénération et les néoblastes ont conservé leur caractère de cellule activée. Aucun signe de différenciation cellulaire n'est visible.

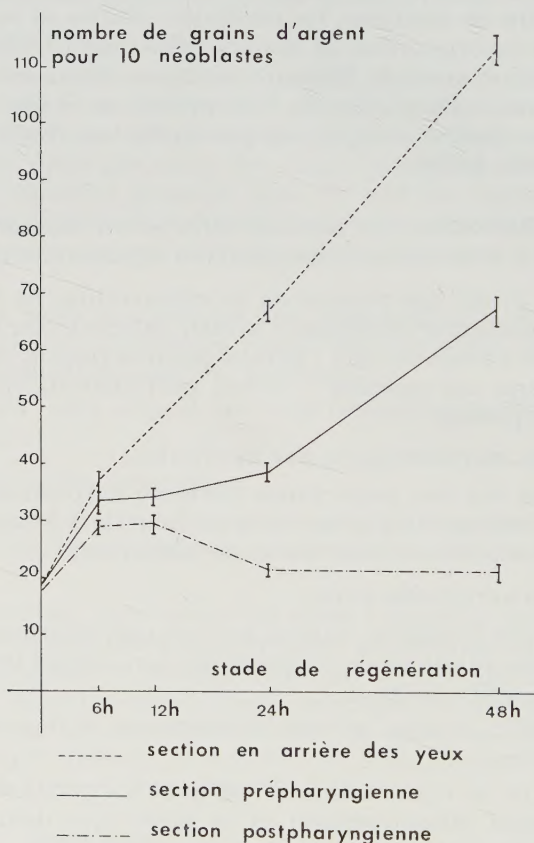


FIG. 2. — Evolution de l'incorporation d'uridine tritiée dans les néoblastes de *Dendrocoelum lacteum* au cours de la régénération ou non régénération céphalique après section à trois niveaux différents.

Dans le fragment antérieur qui régénère une queue, après 5 jours de régénération, il y a un blastème de régénération dans lequel les néoblastes sont en voie de différenciation (SAUZIN-MONNOT, 1973 a, b).

B) *Activité synthétique.*

Après incorporation d'uridine tritiée, nous avons examiné le marquage des néoblastes au cours des 48 heures qui suivent la section (Figure 2).

Après section aux différents niveaux, les néoblastes sont activés dès les 6 premières heures, dans tous les cas.

Dans le cas où la régénération céphalique est normale, le taux d'incorporation d'uridine tritiée est comparable à celui mis en évidence chez *Dugesia gonocephala* (GABRIEL, 1968 b). La synthèse d'acides ribonucléiques s'accroît jusqu'à 48 heures.

Lorsque la régénération céphalique est retardée (section prépharyngienne), la synthèse reste constante après l'activation, puis reprend au bout d'un certain temps.

Lorsque la régénération céphalique n'a pas lieu (section postpharyngienne), après l'activation, la synthèse d'acides ribonucléiques se maintient jusqu'à la douzième heure puis décroît. Au bout de 24 heures, elle est identique à celle des néoblastes au repos.

Dans les fragments antérieurs qui régénèrent une queue, quel que soit le niveau de section, la synthèse d'acides ribonucléiques se fait comme dans le cas d'une régénération céphalique normale.

Ces résultats viennent compléter les observations morphologiques et montrent qu'il y a un parallélisme entre le pouvoir de régénération et la synthèse des acides ribonucléiques (SAUZIN-MONNOT, 1973 a, 1974).

IV. TISSU NERVEUX ET RÉGÉNÉRATION.

A) *Tissu nerveux et régénération chez Polycelis nigra.*

Au cours des 12 premières heures de régénération, nous avons examiné l'ultrastructure du tissu nerveux, au niveau et en arrière de la blessure dans les fragments antérieurs et postérieurs qui régénèrent.

Au niveau de la blessure, les produits de sécrétion nerveuse, en particulier la neurosécrétion, augmentent dès la 6^e heure quelle que soit la portion qui régénère.

En arrière de la blessure du fragment antérieur qui régénère une queue, des vésicules à cœur dense et des grains de neurosécrétion de taille très irrégulière, sont accumulés dans certaines fibres de grand diamètre.

Aux stades ultérieurs de la régénération, nous avons noté que les blastèmes de régénération de 24 heures sont richement innervés à leur base et la neurosécrétion est abondante.

D'après ces observations, la neurosécrétion peut jouer un rôle dès les premières heures de régénération, que les ganglions cérébroïdes soient présents ou non dans la portion qui régénère, car, la microscopie électronique a permis de mettre en évidence des cellules neurosécrétrices le long des troncs nerveux, même très en arrière du corps de la Planaire (SAUZIN-MONNOT, 1972).

B) *Tissu nerveux et régénération chez Dendrocoelum lacteum.*

Dans les différents cas de régénération, le tissu nerveux présente au niveau de la blessure, les mêmes transformations morphologiques que chez la Planaire *Polycelis nigra*.

Dans tous les cas, la neurosécrétion augmente après la section et au cours des 48 heures qui suivent la blessure.

Après sections prépharyngienne ou postpharyngienne, dans les fragments qui régénèrent une tête ou une queue, la neurosécrétion est maximale au bout de 24 heures, avant que la différenciation morphologique soit amorcée.

Dans le fragment postérieur qui ne régénère pas de tête, le taux de neurosécrétion reste faible. Il demeure inférieur à la valeur atteinte au bout de 6 heures de régénération, dans les autres cas où la régénération s'effectue.

Les variations de neurosécrétion reflètent la capacité de synthèse d'acides ribonucléiques des néoblastes, et le pouvoir de régénération dans les différents cas considérés. Il apparaît qu'un certain seuil de neurosécrétion est nécessaire pour que les synthèses d'acides ribonucléiques se poursuivent et que la régénération puisse s'effectuer.

Des portions caudales sectionnées en arrière du pharynx, mises en présence de broyats de têtes de Planaires en régénération ou de blastèmes de régénération de 2 jours (riches en produits de neurosécrétion), forment des excroissances dans lesquelles les néoblastes sont assez abondants et en voie de différenciation. Cette expérience confirme le rôle trophique du tissu nerveux au cours de la régénération.

Conclusion.

Les études en microscopie électronique confirment les résultats obtenus en microscopie optique.

En étudiant des espèces de Planaires dont le pouvoir de régénération n'est pas le même à tous les niveaux du corps, nous pouvons approfondir les mécanismes de la régénération et le rôle joué par le tissu nerveux.

L'activation, étape primordiale, s'effectue dans tous les cas et n'a aucun lien avec le pouvoir de régénération. Les phases suivantes (migration et début de différenciation), sont en rapport avec le pouvoir de régénération et contrôlées par le système nerveux, en particulier la neurosécrétion, qui semble agir en favorisant les synthèses d'acides ribonucléiques au niveau des néoblastes. La phase finale (organogenèse) semble s'effectuer avec l'apport d'autres substances.

Le pouvoir de régénération des Planaires est donc lié à la nature de l'innervation de la blessure.

Laboratoire de Biologie Animale, Université Paris-Sud 91405 Orsay.

BIBLIOGRAPHIE.

- COWARD, S. J., HAY, E. D. (1972). — Fine structure of cells involved in physiological and reconstitutive regeneration in Planarians. *Anat. Rec.*, 172, 296.
- DUBOIS, F. (1948). — Démonstration de la migration des cellules de régénération des Planaires par la méthode des greffes et des irradiations combinées. *C. R. Acad. Sci., Fr.*, 226, 1316-1317.
- DUBOIS, F. (1949). — Contribution à l'étude de la migration des cellules de régénération chez les Planaires dulcicoles. *Bull. biol. Fr. Belg.*, 83, 213-283.
- GABRIEL, A. (1968a). — Influence de la puromycine sur l'incorporation de leucine tritiée et la différenciation au cours de la régénération, chez la Planaire *Dugesia gonocephala* (Turbellarié, Triclade). *C. R. Acad. Sci., Fr.*, 267, 1173-1175.
- GABRIEL, A. (1968b). — Etude biochimique et autoradiographique de la synthèse d'acide ribonucléique au cours de la régénération de la Planaire *Dugesia gonocephala* (Turbellarié, Triclade). Effets des rayons X et du mercaptoéthanol sur cette synthèse. *Ann. Embryol. Morph., Fr.*, 1, 249-258.
- HAY, E. D. (1968a). — Fine structure and origin of regeneration cells in Planarians. *Anat. Rec.*, 160, 363.
- HAY, E. D. (1968b). — Dedifferentiation and metaplasia in Vertebrate and Invertebrate regeneration. *The stability of differentiated state* Ed. Ursprung. 85-108.
- HAY, E. D. (1974). — Cellular basis of regeneration. *Concepts of Development*. Ed. Lash et Whittaker. 404-428.
- LE MOIGNE, A. (1966). — Etude du développement embryonnaire et recherches sur les cellules de régénération chez l'embryon de la Planaire *Polycelis nigra* (Turbellarié, Triclade). *J. Embryol. exper. Morph.*, 15, 39-60.
- LE MOIGNE, A., SAUZIN, M.-J., LENDER, Th. (1966). — Comparaison de l'ultrastructure du néoblaste et de la cellule embryonnaire des Planaires d'eau douce. *C. R. Acad. Sci., Fr.*, 263, 627-629.
- LENDER, Th., GABRIEL, A. (1960a). — Sur la répartition des néoblastes de *Dugesia lugubris* (Turbellarié, Triclade) avant et pendant la régénération. *C. R. Acad. Sci., Fr.*, 250, 2465-2467.
- LENDER, Th., GABRIEL, A. (1960b). — Etude histochimique des néoblastes de *Dugesia lugubris* (Turbellarié, Triclade) avant et pendant la régénération. *Bull. Soc. Zool., Fr.*, 85, 100-110.
- LENDER, Th., GABRIEL, A. (1961). — Le comportement des néoblastes pendant la régénération de la Planaire *Dugesia lugubris* (Turbellarié, Triclade). *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 86, 67-72.
- LENDER, Th., GABRIEL, A. (1965). — Les néoblastes marqués par l'uridine tritiée migrent et édifient le blastème de régénération des Planaires d'eau douce. *C. R. Acad. Sci., Fr.*, 260, 4095-4097.
- LENDER, Th., KLEIN, N. (1961). — Mise en évidence de cellules sécrétrices dans le cerveau de la Planaire *Polycelis nigra*. Variation de leur nombre au cours de la régénération postérieure. *C. R. Acad. Sci., Fr.*, 253, 331-333.
- PEDERSEN, K. J. (1959). — Cytological studies on the Planarian neoblast. *Z. Zellforsch. mikr. Anat.*, 50, 799-817.
- SAUZIN, M.-J. (1966). — Etude au microscope électronique du néoblaste de la Planaire *Dugesia gonocephala* (Turbellarié, Triclade) et de ses changements ultrastructuraux au cours des premiers stades de la régénération. *C. R. Acad. Sci., Fr.*, 263, 605-608.

- SAUZIN, M.-J. (1967a). — Etude ultrastructurale de la différenciation du néoblaste au cours de la régénération de la Planaire *Dugesia gonocephala*. I. Différenciation en cellule nerveuse. *Bull. Soc. Zool., Fr.*, 92, 313-318.
- SAUZIN, M.-J. (1967b). — Etude ultrastructurale de la différenciation au cours de la régénération de la Planaire *Dugesia gonocephala*. II. Différenciation musculaire. *Bull. Soc. Zool., Fr.*, 92, 613-616.
- SAUZIN-MONNOT, M.-J. (1972). — Etude ultrastructurale du tissu nerveux et des produits de sécrétion nerveuse, au cours des premières heures de régénération de la Planaire *Polycelis nigra* (Turbellarié, Triclade) au niveau de la blessure. *Ann. Embryol. Morpho.*, 4, 257-265.
- SAUZIN-MONNOT, M.-J. (1973a). — Les néoblastes de la Planaire *Dendrocoelum lacteum* : ultrastructure, évolution morphologique après section et étude des synthèses d'ARN dans les cas de régénération et non régénération céphalique. *C. R. Acad. Sci., Fr.*, 276, 1337-1340.
- SAUZIN-MONNOT, M.-J. (1973b). — Etude ultrastructurale des néoblastes de *Dendrocoelum lacteum* au cours de la régénération. *J. Ultrastruct. Res.*, 45, 206-222.
- SAUZIN-MONNOT, M.-J. (1974). — Etude autoradiographique en microscopie électronique de la synthèse d'acides ribonucléiques dans les néoblastes de la Planaire *Dendrocoelum lacteum* après section à différents niveaux. *Ann. Embryol. Morpho.*, 7, 51-59.
- SAUZIN-MONNOT, M.-J., LENDER, Th., GABRIEL, A. (1970). — Etude autoradiographique et ultrastructurale des néoblastes dans le blastème de régénération de 24 heures et dans les tissus en arrière du blastème chez la Planaire *Dugesia gonocephala* (Turbellarié, Triclade). *C. R. Acad. Sci., Fr.*, 271, 1892-1895.
- WOLFF, E., DUBOIS, F. (1947). — La migration des cellules de régénération et les facteurs qui la provoquent chez les Triclades. *C. R. Acad. Sci., Fr.*, 224, 1387-1388.
- WOLFF, E., DUBOIS, F. (1948). — Sur la migration des cellules de régénération chez les Planaires. *Rev. suisse, Zool.*, 55, 218-227.

